云 南 植 物 研 究 2007，29 (5)：563～568
Acta Botanica Yunnanica

无花果花芽分化与植物激素含量的关系*

罗羽洧[1]，解卫华[2]，马 凯[3]

(1 金陵科技学院园艺学院，江苏 南京 210038；2 国家环境保护总局有机食品发展中心，江苏 南京 210042；
3 南京农业大学园艺学院，江苏 南京 210095)

摘要：在对布兰瑞克无花果花芽分化形态学研究的基础上，对花芽分化期无花果新梢第 7 或第 8 节位芽中植物激素的玉米素核苷（ZR)、脱落酸（ABA)、赤霉素（GA_{1+3})、生长素（IAA）含量的变化进行了研究。结果表明，在花托和小花形成阶段，芽内需要较高水平的 ZR、ABA 和较低水平的 GA_{1+3}、IAA。在花托和小花的形成阶段，ABA/IAA, ABA/GA_{1+3}, ZR/GA_{1+3}和ZR/IAA 都有较高的比值。

关键词：无花果；花芽分化；激素

中图分类号：Q 945　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253-2700 (2007) 05-563-06

Endogenous Plant Hormone Contents in Relation to Flower Bud Differentiation in *Ficus carica* (Moraceae)

LUO Yu-Wei[1]，XIE Wei-Hua[2]，MA Kai[3]

(1 *College of Horticulture*，*Jinling Institute of Technology*，Nanjing 210038，China；
2 *Organic Food Development Center of State Environment Protection Administration*，Nanjing 210042 China；
3 *College of Horticulture*，*Nanjing Agricultural University*，Nanjing 210095，China)

Abstract: Based on the morphological results of the flower bud differentiation in *Ficus carica* L.'Brunswick', we quantified certain plant hormones，including ZR，ABA，GA_{1+3} and IAA，in the developing flower bud at the differentiation stage on the seventh or the eighth node of the new shoots，and found that at the stage of floral receptacle and floscule formation，the buds contained high level of ZR and ABA，and low level of GA_{1+3} and IAA，leading to a high ratio of ABA to IAA，ABA to GA_{1+3} ZR to GA_{1+3}，and ZR to IAA，respectively.

Key words: *Ficus carica*；Flower bud differentiation；Hormone

花芽分化是植物从营养生长转向生殖生长的重要标志，植物激素是花芽分化的关键，养分是花芽分化的基础，基因表达是花芽分化的途径。前人的研究已经证明，GAs 抑制而 CTK 促进果树的花芽分化（马焕普，1987)。ABA、IAA 对成花的作用，看法尚不一致。Luckwill（1970）认为果树成花取决于促花物质和抑花物质之间的平衡，高的CTK/GAs值有利于成花。激素在果树花芽分化中的作用报道很多，在苹果、梨、柑桔、荔枝等树种的研究已取得了一定的成果，一致认为细胞分裂素有利于花芽分化，而赤霉素则抑制花芽分化。但在无花果（*Ficus carica* L.）中尚少报道。无花果一般当年抽枝当年结果，成花和结果特别容易，与其他的落叶果树相比别具一格，但其分化的机制至今仍不清楚（曾骧译，1982)。我们在无花果品种'Brunswick'形态学分化研究的基础上（罗羽洧和马凯，2003)，对其花芽中植物激素的变化动态进行了测定，分析

* 基金项目：江苏省科学技术委员会（130600023）资助
收稿日期：2006-12-10，2007-04-12 接受发表
作者简介：罗羽洧（1978-）男，硕士，讲师，研究方向为果树生理学。E-mail：Luoyw404@sohu.com

了其变化动态，以期了解激素控制无花果花芽分化的基本规律。无花果枝条中部所结果实品质最佳，而且花芽分化比较稳定，受外界干扰少，因此选择中庸枝条中部的花芽作为研究对象。

1 材料与方法

试验于2001年9月至2002年5月在南京农业大学园艺学院牌楼果园进行，试材为6年生无花果（*Ficus carica* L.）品种‘Brunswick’。选取大小一致的树10棵。从2002年4月至2002年5月，每隔5 d取样1次，在新梢的7～8节部位取样，每次取样15个左右。芽取回以后，剥去外面的鳞片，称重0.5 g左右，经液氮速冻后，封置于聚乙烯塑料袋中并放入-20℃的低温冰箱中保存待测。4月5日～20日是花托和小花形态分化前期，4月20日～5月10日是花托和小花形成阶段。4～5月正好是新梢的7～8节部位花芽分化的时候，因此称之为花芽分化阶段。

植物激素的提取、分离和纯化在南京农业大学植物激素组进行，用ELLSA方法测定。准确称取样品0.5000 g，分3次加入4 mL预冷的80%甲醇，分次冰浴研磨，于4℃下，以10 000 r/min离心10 min，取出上清液，残渣加入80%的甲醇后再离心1次，合并上清液，过C_{18}柱进行纯化待测。每个样品重复3次（李宗霆和周燮，1996）。

2 结果与分析

2.1 无花果花芽分化进程 （图1）

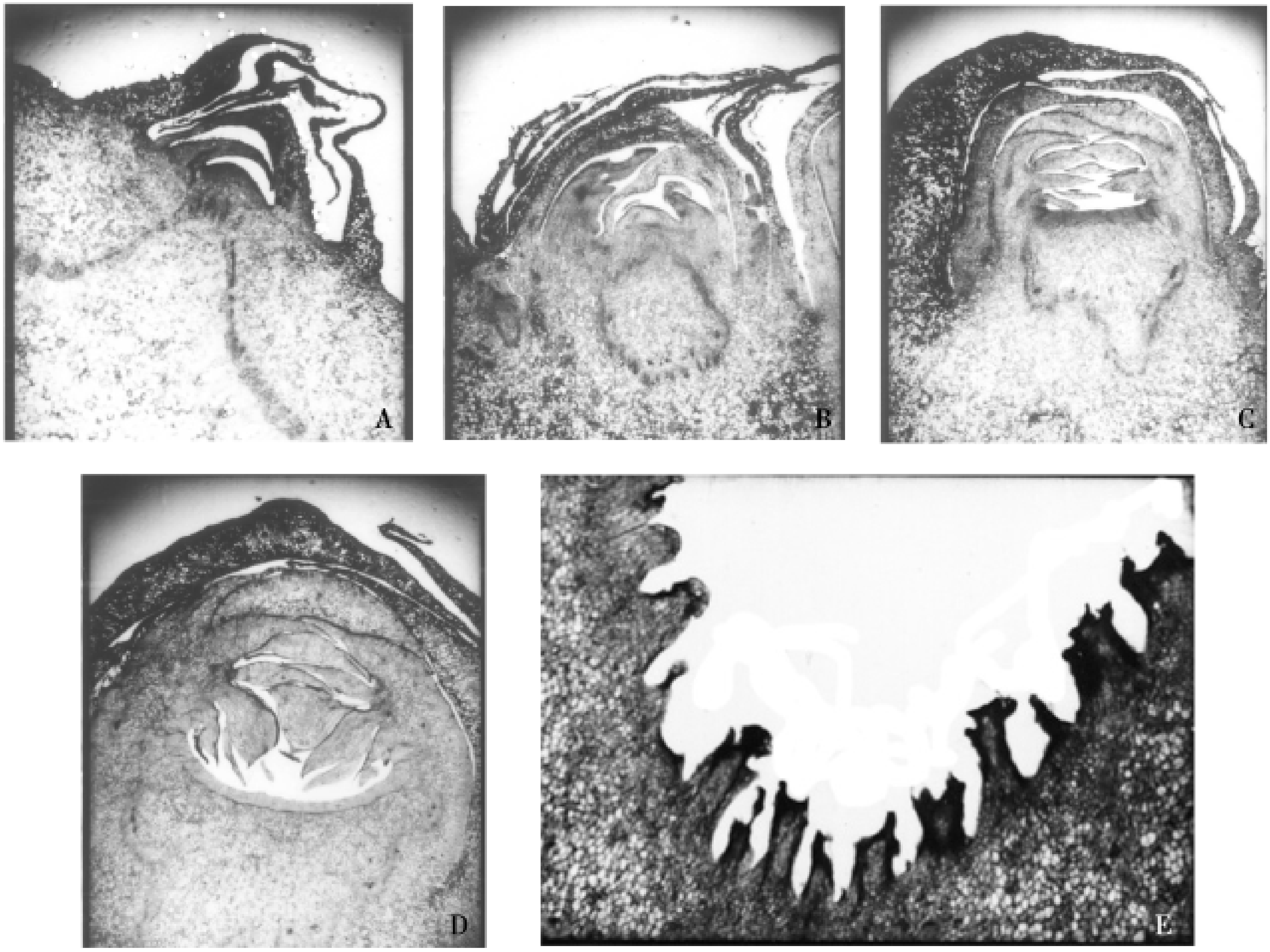

图1 A.4月初，新梢叶腋间芽的生长点被苞片包围；B.4月中旬，新梢叶腋间芽生长点进一步发育，苞片脱落；C.4月下旬，新梢叶腋间芽生长点分化形成较多的鳞片；D.5月初，新梢叶腋间芽生长点向下凹陷，花托开始形成；E.5月中旬，花托已经形成，芽内的小花也开始形成

Fig.1 A. In the first ten days of April, the bud growth point in leaf axil of new growth was surrounded by bracts×20; B. In the middle ten days of April, the bud growth point in leaf axil of new growth developed further and the bracts fallonted×20; C. In the last ten days of April, the bud growth point in leaf axil of new growth was differentiating and forming into many lodicules×20; D. In the first ten days of May, the bud growth point in leaf axil of new growth sunken and the foral receptacle was beginning to form×20; E. In the middle ten days of May, the floral receptacle formed and the floscules was beginning to form×40。

2.2　ZRs 在花芽分化阶段含量的变化

ZR 是细胞分裂素的一种，它在芽中的动态变化趋势如图 2 所示。ZR 的含量在 4 月 20 日有一个飞跃，随后便保持稳定的较高水平，直至花芽分化的完成。对照石蜡切片可以发现，ZR 含量发生剧烈变化时，恰好是生长点形态学上生成较多鳞片的时候。因此可以认为，ZR 含量的增加是与形态分化同步的，因为细胞数量的增加和细胞体积的增大是有依赖于 ZR 含量增加的。

2.3　ABA 在花芽分化阶段含量的变化

由图 3 可以看出 ABA 在所测定的 4 种激素当中，含量的绝对值是最低的，数量级为 fmol (1×10^{-15})。在花芽分化的前期，ABA 的含量保持稳定，为 40 fmol/g·FW，但从 4 月 10 日开始芽内的 ABA 含量持续升高，到 4 月 20 日的时候已达 90 fmol/g·FW，是分化前期的两倍多，并在以后的花芽分化过程中保持高的水平。这一现象似乎暗示着 ABA 有助于无花果花芽分化的完成。

2.4　GA_{1+3} 在花芽分化阶段含量的变化

图 4 为 GA_{1+3} 含量的动态变化。从图中可以看出，GA_{1+3} 在花芽分化阶段有明显的变化。当生长点较小的时候，GA_{1+3} 的含量较高，但随着花芽分化的进行，GA_{1+3} 在芽内的含量不断下降，到 4 月 20 日已从 4 月 5 日的 300 pmol/g·FW 降低到 100 pmol/g·FW。4 月 20 日以后，GA_{1+3} 保持较低的水平，一直到花芽分化的完成。此时，枝条变粗，节间伸长。

2.5　IAA 在花芽分化阶段含量的变化

从图 5 可以看出 IAA 在在 4 月 20 日以后保持在 40 pmol/g·FW 的低水平。IAA 含量的下降似乎可以暗示：在无花果花芽分化的过程中，伴随着低水平的 IAA。

2.6　激素比例在花芽分化过程中的变化

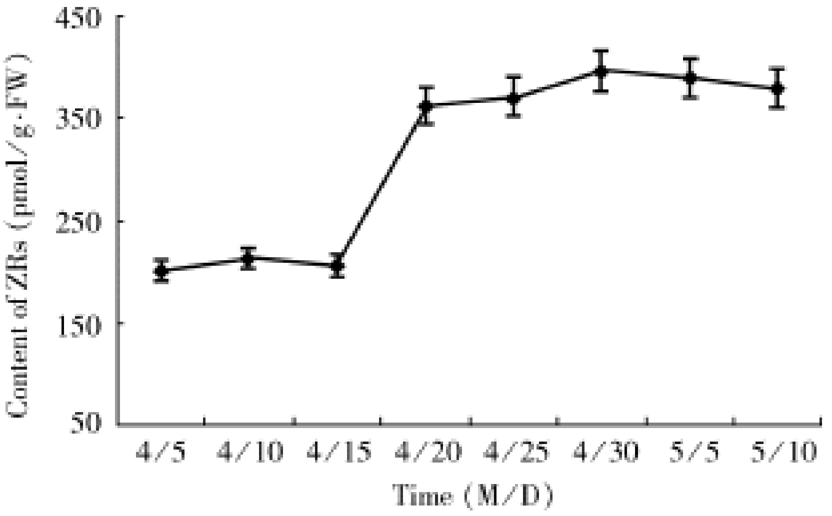

图 2　ZRs 在花芽分化阶段含量的变化

Fig .2　ZR content in developing flower bud at the differentiation stage

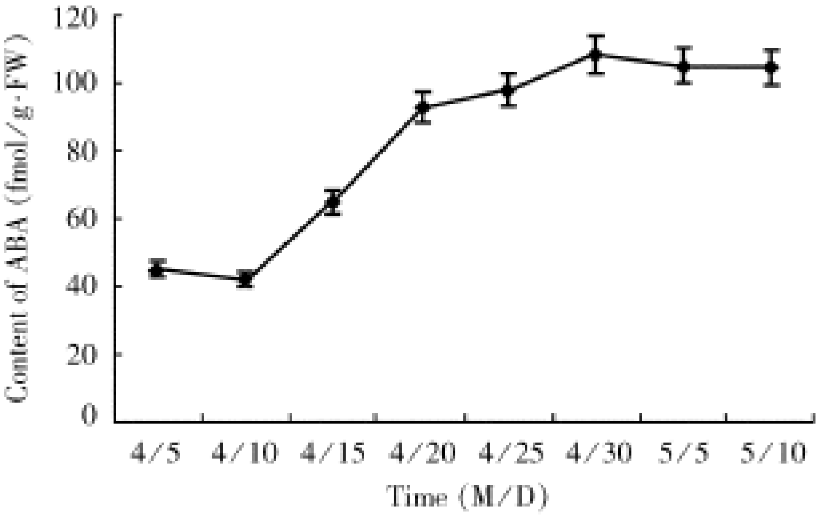

图 3　ABA 在花芽分化阶段含量的变化

Fig .3　ABA content in developing flower bud at the differentiation stage

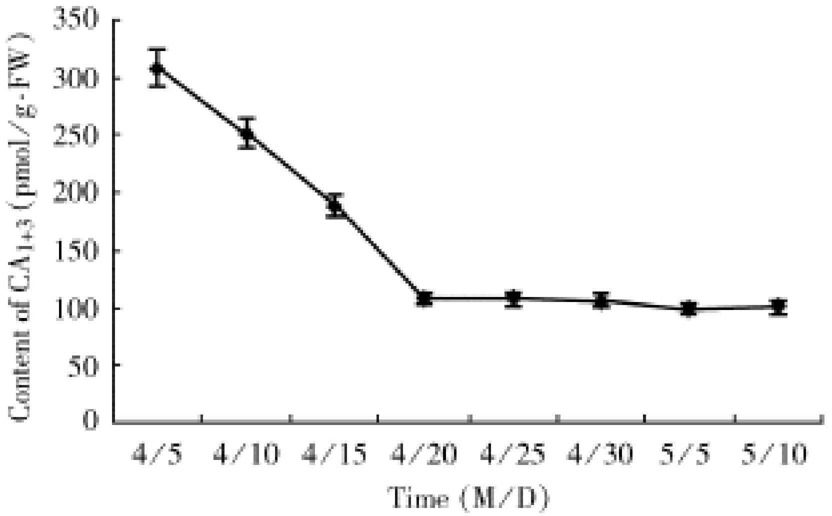

图 4　GA_{1+3} 在花芽分化阶段含量的变化

Fig .4　GA_{1+3} content in developing flower bud at the differentiation stage

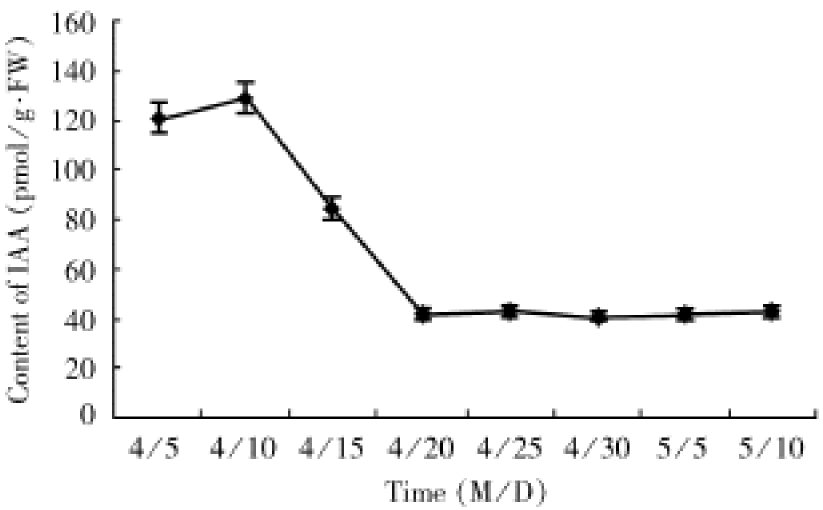

图 5　IAA 在花芽分化阶段含量的变化

Fig .5　IAA content in developing flower bud at the differentiation stage

对上述实验结果数据进行 ZR/IAA、ZR/GA_{1+3}、ZR/ABA、ABA/GA_{1+3}、ABA/IAA 分析后得出（图6）：在无花果花芽分化期 ZR 于 GA_{1+3}、ABA 于 IAA、ABA 于 GA_{1+3} 均逐步提高，分别为：0.60～4.00、0.40～2.50、0.18～1.00、。ZR/IAA比例的变化有些特别，4月5日～4月15日比值没有什么变化，但到了4月20日比值则出现一个飞跃，以后保持稳定。ZR与ABA的比值除在4月15日出现低值外，其余时间变化不明显。进一步分析可以看出激素比值升高的过程，恰好是生长点分化出较多鳞片的时候，在随后的花托和小花形成过程中，这种比值基本没有发生变化。值得一提的是，ZR与IAA的比值从4月15日的2.00一下子升高到4月20日9.00，这表明ZR和IAA达到这种平衡状态对无花果花芽分化的完成具有重要作用。

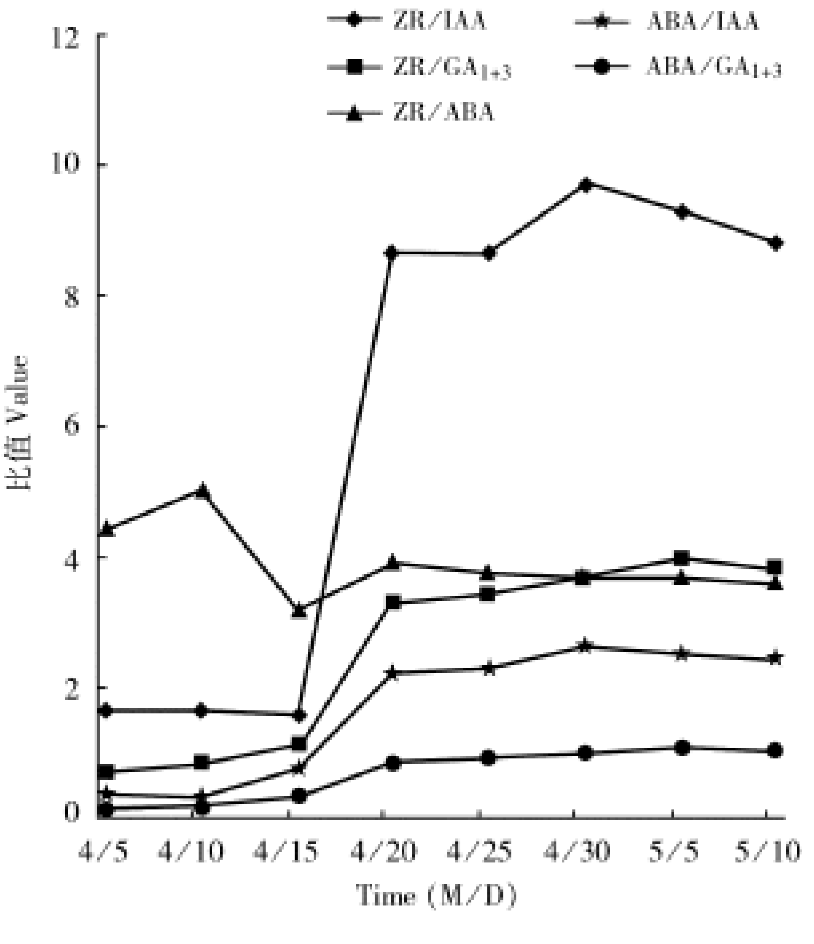

图6　花芽分化期 ZR/IAA、ZR/GA_{1+3}、ZR/ABA、ABA/GA_{1+3}、ABA/IAA 的变化

Fig. 6　Time course of ZR/IAA, ZR/GA_{1+3}, ZR/ABA, ABA/GA_{1+3}, ABA/IAA ration in flower bud at the differentiation stage

3　讨论

3.1　ZRs 与花芽分化的关系

CTKs 产生于根部，借助于叶子的蒸腾作用随木质部向上运行，其作用在于促进细胞的分裂，并且可以防止核酸酶和蛋白酶的产生，从而保证核酸和蛋白质不被破坏，促进核酸和蛋白质在体内的积累。曹尚银等（2000）认为，ZR 能够促进苹果的花芽分化，在花芽的生理分化期，花芽中 CTKs 的含量虽然下降但仍处于较高水平，而叶芽中的 CTKs 含量则下降至极低的水平。李秉真等（2000）在梨的研究中也表明，在花芽分化的各个时期，花芽中 ZR 的含量均高于叶芽。相似的研究结果同样出现在龙眼和柑桔的一些研究报告中（邱金淡等，2001；黄迪辉和黄辉白，1992)。施加外源的细胞分裂素也证明了同样的结论：根施 IAA 促进宽皮桔纤维细根增多，合成大量的 IAA 和 CTK 被运输到树体枝梢促进花芽的孕育（Yamashita 等，1997)。根据本实验的研究结果，ZRs 在花托和小花形成阶段含量都很高，而此时的 GA_{1+3} 含量却很低，这与前人的研究结果相类似，高水平的 CTKs 可以拮抗赤霉素。况且 CTKs 可以促进果树的花芽分化已得到较多实验的证明，本实验也支持这一观点，高水平的 ZR 是一种促花因素。

3.2　ABA 与花芽分化的关系

ABA 与果树花芽分化的关系尚不清晰。Hoad (1984) 分析了苹果、梨、李果实中扩散出来的 ABA，没有发现其与成花有何关系。但更多的研究则认为 ABA 有助于果树的花芽分化，Luckwill (1970) 甚至指出必须把 ABA 看作是一种来自于叶片的重要的促花激素。曾骧（1992）则认为 ABA 对成花可能有双重作用，一方面与 GA 拮抗引起枝条停长，使 CTKs、淀粉和糖积累从而有利于成花；另一方面又可以诱导休眠，使生长点处于休眠状态而不能成花。从本实验的结果来看，无花果从花芽分化开始，并且随着分化的不断进行，ABA 的含量逐渐升高，并在4月20日以后保持稳定的较高水平。对照石蜡切片发现，4月20日左右恰好为花芽形态分化形成较多鳞片的时候，因此可以初步推断 ABA 对无花果的花芽分化起到促进作用。至于 ABA 促进花芽分化的作用机理，结合前人和本实验的研究结果，可以认为与 CTKs 在芽中的积累量有关。

3.3　GA_{1+3} 与花芽分化的关系

在果树的花芽分化研究中，普遍认为 GA 是一种抑花因素。大多数的实验都表明，GA 对苹

果、梨、桃、葡萄、荔枝的花芽分化具有抑制作用。黄羌维（1996）在龙眼的实验中发现，梢尖 GA_{1+3} 的含量高刺激叶芽的分化，含量低则有利于花芽的分化。王玉华等（2002）在大樱桃的实验发现，在相同的时期，花芽中 GA_{1+3} 的含量低于叶芽中 GA_{1+3} 的含量。这些都说明了高水平的 GA_{1+3} 不利于花芽分化的进行。喷外源的赤霉素也间接地证明了这一观点。李兴军等（2001）以杨梅为材料研究表明，花芽孕育期间喷布 GA_3 溶液抑制了梢尖苯丙氨酸解氨酶、多酚氧化酶及过氧化酶的活性，促进新梢旺长而导致叶片木质素合成延缓，抑制了花芽的发端和降低了成花率，也就是说 GA_3 可以通过促进营养生长来影响花芽的孕育。在本实验当中，GA_{1+3} 的含量在4月20日直至花芽分化完成都维持在较低的水平，而这个阶段恰好是花托和小花形成的重要时期，因此可以认为 GA_{1+3} 含量的降低有利于无花果花芽分化的完成。

3.4　IAA和花芽分化的关系

前人对于IAA与成花的关系的研究，结果尚不一致。李天红等（1996）通过对苹果花芽分化的研究认为，IAA对花芽孕育的启动起到促进作用。王世平等（1989）则认为，在花芽分化的过程中，低含量的IAA对苹果成花起促进作用。李秉真等（2000）在苹果梨的实验也支持了这一观点。任桂杰等（2000）研究结果表明，棉花在开始花芽分化的时候，IAA含量出现低峰，董合忠等人进一步研究发现，IAA含量降低时，过氧化物酶的活性增加，并且推测IAA含量的降低是由过氧化物酶活性变化来调节的。外源生长素处理也表明低浓度IAA是花芽孕育所必须的，而高浓度IAA则抑制花芽的孕育（Grochowska and Hodum，1997）。本实验的结果是，在生长点周围分化形成较多鳞片的时候，IAA的含量较高，但当花托和小花形成时，IAA的含量迅速降低到低水平，这说明了IAA含量的降低有利于无花果的花芽分化，也就是说，IAA对于无花果而言是一种抑花激素。

3.5　激素平衡与花芽分化的关系

从图6可以看出，ABA/IAA、ABA/GA_{1+3}、ZR/GA_{1+3}及ZR/IAA都是在4月20日时候开始出现跃变，并且这种状态一直维持到花芽分化的完成，也就是说高比率的ABA/IAA、ABA/GA_{1+3}、ZR/GA_{1+3}及ZR/IAA是有利于无花果花芽分化的，从另一个方面部分地支持了Luckwill的花芽分化的激素平衡假说（Luckwill，1970）。从生理原因来分析，ZR、ABA是有利于无花果花芽分化的，是促花因素；而 GA_{1+3}、IAA是不利于花芽分化的，是抑花因素。这也可能是无花果成花容易并且结果早的原因之一。

果树花芽分化是一个复杂的生理过程，各类植物激素都会在花芽分化的过程中出现，并且呈现出一定的变化规律。研究表明，各类植物激素虽然对果树的花芽分化产生影响，但它们并不是孤立地对成花过程发生作用。它们相互制约有相互促进，不同含量、不同比例的各种激素相互作用的结果，就产生一种平衡状态，无花果也不例外。激素间的这种平衡比单一的一种激素更为重要，正是这种平衡状态，控制着各种营养物质(核酸、蛋白质、可溶性糖和淀粉）的代谢而综合影响无花果的花芽分化。

〔参　考　文　献〕

李宗霆，周燮，1996．植物激素及其免役检测技术［M］．南京：江苏科学技术出版社，52—54

曾骧译（中川昌一著），1982．果树园艺原论［M］．北京：农业出版社，50—56

曾骧，1992．果树生理学［M］．北京：北京农业大学出版社，134—177

Cao SY（曹尚银），Zhang JC（张俊昌），Wei LH（魏立华），2000．Studies on the changes of endogenous hormones in the differen- tiation period of flower bud in apple trees［J］．*J Fruit Sci*（果树科学），**17**（4）：244—248

Grochowska MJ，Hodum M，1997．The dwarfing effect of a single application growth inhibitors to the root stem connection-the‘collar tissue’of five species of fruit trees［J］．*J Hort Sci*，**72**：83—91

Hoad GV，1984．Hormonal regulation of bud formation in fruit trees［J］．*Acta Horticulture*，**149**：13—23

Huang DH（黄迪辉），Huang HB（黄辉白），1992．Studies on the mechanism of citrus flower-bud formation on I．relations to endogenous hormones［J］．*J Fruit Sci*（果树科学），**9**（1）：13—18

Huang QW（黄羌维），1996．Changes in endogenous hormone contents in relation to flower bud differentition and on-year or off-year fruiting of Longan［J］．*J Trop Ana Subtrop Bot*（热带亚热带植物学报），**4**（2）：58—62

Ren GJ (任桂杰), Dong HZ (董合忠), Chen HY (陈穗云), 2000 . Studies on flower bud differentiation and changes of endogenous hormones of *Gossypium hirsutum* [J] . *Acta Bot Boreal-Occidentalia Sin* (西北植物学报), **20** (5): 847—851

Li BZ (李秉真), Sun QL (孙庆林), Zhang JH (张建华), 2000 . The changes of endogenous hormones in Apple-Pear during flower bud formation [J] . *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), **36** (1): 27—29

Li TH (李天红), Huang WD (黄卫东), Meng ZQ (孟昭清), 1996 . Study on the mechanisms of flower bud Induction in apple tree [J] . *Acta Phytophysiol Sin* (植物生理学报), **22** (3): 251—257

Li XJ (李兴军), Li SY (李三玉), Lv JL (吕均良), 2001 . Effects of gibberellin_3 on leaf lignin levels, related enzymes and flower formation in Bayberry [J] . *Acta Hort Sin* (园艺学报), **28** (2): 156—158

Luckwill LC, 1970 . The control of growth and fruitfulness of apple trees [A] . In: Luckwill LC . Physiology of Tree Crops [M] . London: Academic Press, 237—254

Luo YW (罗羽洧), Ma K (马凯), 2003 . Study on the flower bud differentiation of Brunswick [J] . *South China Fruit* (中国南方果树), **32** (4): 52—54

Ma HP (马焕普), 1987 . The relationship between flower initiation of fruit trees and hormones [J] . *Plant Physiol Commun* (植物生理学通讯), **23** (1): 1—6

Qiu JD (邱金淡), Wu DY (吴定尧), Zhang HL (张海岚), 2001 . Study on Flower Differentiation of 'Shixia' Longan (*Dimocarpus longana* Lour . cv . Shixia) [J] *J South Chin Agric Univ* (华南农业大学学报), **22** (1): 27—30

Wang SP (王世平), Xu MX (许明宪), Sun YW (孙云蔚), 1989 . Study on the changes of the endogenous hormones in terminal buds of apple trees [J] . *J Fruit Sci* (果树科学), **6** (3): 137—142

Wang YH (王玉华), Fan CH (范崇辉), Shen X (沈向), 2002 . Changes in endogenous hormones during the flower bud differentiation of Sweet Cherry [J] . *Acta Agric Boreali-Occidentalis Sin* (西北农业学报), **11** (1): 64—67

Yamashita K, Kitazono K, Iwasaki S, 1997 . Flower bud differentiation of Satsuma mandarin as promoted by soil-drenching treatment with IAA, BA or paclobutrazol solution [J] . *J Japan Soc Hort Sci*, **66**: 67—76

* * * * * * * * * * * * * * *

《中国药学术语词库与主题词表》 征订启事

《中国药学术语词库与主题词表》 是科技部的重点科技基础性项目。书本产品 《中国药学主题词表》 是我国第一部涵盖药学及其相关学科主题词的主题词表。对图书文献的编辑、出版、标引、编目、建库、查新、文献数据库建设、数据库检索、咨询服务、信息交换和国内外学术交流等起着重要的作用。《中国药学主题词表》 共收录正式主题词 34000 多条, 非正式主题词近 20000 条。精装本上、下册, 定价 570 元。

电子产品 《中国药学术语词库》 是在 《中国药学主题词表》 收录内容的基础上, 增加收录了药学常用主题词 10000 余条, 并配以专门的检索使用软件作为强大的技术支撑, 实现了 《中国药学主题词表》 的电子化查询。光盘, 定价 5780 元。

《中国药学文摘》 2008 年征订启事

《中国药学文摘》 (ISSN1003 - 3521 CN11 - 2529 R) 是由国家食品药品监督管理局主管, 国家食品药品监督管理局信息中心主办, 国内外公开发行的医药科技性专业期刊。月刊, 16 开本, 每期 220 页左右, 每期约 60 万字。读者对象: 医药生产、科研、教学、流通、医院、药店、药检、情报和监管单位和个人。

单位名称: 国家食品药品监督管理局信息中心期刊处
开户名称: 国家食品药品监督管理局信息中心
开户银行: 建设银行北京展览路支行 **账号:** 11001016700056002517
通讯地址: 北京市西城区北礼士路甲 38 **号** **邮编:** 100810
电话: 010 - 62214715、62214665、88330061 **传真:** 010 - 62214866 E-mail: zgyxwz@163.com